Über statocystenartige Ausbildung kristallführender Zellen

von

stud. phil. Emil Thum.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. deutschen Universität in Prag. Nr. 65 der 2. Folge.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 23. Juni 1904.)

Durch zahlreiche neuere Publikationen ist die Aufmerksamkeit auf die Lagebeziehungen der Inhaltskörper einer Zelle zum reizbaren Plasma gelenkt worden.

Schon Dehneke¹ bespricht die Verhältnisse, wie sie bei den großen Stärkekörnern der Stärkescheide beobachtet werden. Sie liegen basal und durch geeignete Versuche überzeugte er sich, daß die Schwerkraft diese Lage bedingt. Dehneke konstatiert einfach diese Tatsache, ohne irgend welche Schlüsse daraus zu ziehen. Seine Befunde wurden später vielfach bestätigt.

Eine besondere Bedeutung erlangte jedoch diese Erscheinung dadurch, daß sie zum Ausgangspunkt einer vielbesprochenen Hypothese geworden ist. Nach wiederholten anderweitigen² Erklärungsversuchen über die Ursachen der

¹ Karl Dehneke, Ȇber nicht assimilierende Chlorophyllkörner«, Inaugural-Dissertation, 1880.

² Knight, Philosophical Transactions, 1806, Pl. I., p. 104; Hofmeister, Allgemeine Morphologie, 1868, p. 629; Cisielski, Cohns Beiträge zur Biologie, 1872, Bd. II, Heft 2, p. 23.

geotropischen Bewegungen glauben nun Haberlandt und Němec diese Ursache darin gefunden zu haben, daß bestimmte Inhaltskörper von verhältnismäßig hohem spezifischen Gewichte durch ihren Druck auf den protoplasmatischen Wandbeleg gewisser Zellen einen Reiz hervorrufen, auf den die einzelnen Organe der Pflanze, namentlich Stengel und Wurzeln, durch Einschlagen einer bestimmten Richtung antworten.

Diese Hypothese, die von beiden Forschern in mehreren Arbeiten¹ vertreten und deren Richtigkeit durch Experimente verschiedener Art zu erweisen gesucht wurde, verdient um so mehr weitere Beachtung, als durch deren eindeutige Beweisführung die immer enger werdende Kluft zwischen Tier und Pflanze infolge einer neuen Analogie noch kleiner würde.

Die Arbeiten beider Forscher ergänzen sich insoferne, als Haberlandt hauptsächlich den negativ geotropischen Stengel, Němec² die positiv geotropische Wurzel zum Gegenstande seiner Untersuchungen wählte.

Als Perzeptionsorgan des Stengels für den geotropischen Reiz faßt Haberlandt die durch den Besitz großer beweglicher Stärkekörner auffallende Stärkescheide auf. Němec wiederum erblickt in der mit beweglicher Stärke ausgestatteten Columella der Wurzel ein Organ, das in seiner Funktion vollständig analog den tierischen Statocysten der Wurzel die Fähigkeit verleihen soll, den Schwerkraftreiz zu perzipieren.

Als solche spezifisch schwerere Körperchen werden Leukoplasten, Chloroplasten mit Stärkekörnern im Innern,

¹ Haberlandt: 1. Ȇber die Perzeption des geotropischen Reizes«. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. XVIII., 1900. — 2. »Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner«. Ebenda Bd. XX., 1902. — 3. »Zur Statolithenthcorie des Geotropismus«. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXVI, 1901.

² Bohumil Němec: 1. »Über die Att der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen«. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. XVIII, 1900. — 2. »Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen«. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXVI, 1901. — 3. »Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen«. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. XX, 1902.

Chloroplasten mit Kristalloiden, »anorganische Kristalle« angeführt.

Es ist auffallend, daß beide Forscher ihre Aufmerksamkeit lediglich den Lagerungsverhältnissen der Stärkekörner zuwandten. Němec¹erwähnt nurvorübergehend eine in Nestler's² Arbeit: »Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas« mitgeteilte Beobachtung von Molisch, daß »die Lagerung vieler, namentlich sehr kleiner Kristalle von der Schwerkraft beeinflußt« wird.

Auf Anregung des Herrn Prof. Molisch untersuchte ich die Lagerungsverhältnisse des bei den Pflanzen so allgemein verbreiteten oxalsauren Kalkes. Möglicherweise konnten sich im Laufe der Untersuchung Befunde für oder gegen die Statolithentheorie verwerten lassen.

Die Literatur über das Vorkommen des oxalsauren Kalkes in der Pflanze ist ungemein groß. Von den einfachst gebauten Pflanzen angefangen bis herauf zu den höchstentwickelten Phanerogamen ist er fast in jeder Gruppe vorhanden; es gibt keine Gewebeart, in der er nicht schon nachgewiesen worden wäre. Aber über die Lageverhältnisse der Kristalle in unverletzten noch lebenden Zellen ist bisher noch wenig bekannt. Ja, wenn man die diesbezüglichen Abbildungen in der Literatur betrachtet, gewinnt man die Ansicht, als ob hier eine bunte Regellosigkeit herrschen würde. Es kommt dies wohl daher, daß man diesem wichtigen Inhaltskörper der pflanzlichen Zelle fast ausschließlich bei chemisch-physiologischen Untersuchungen seine Aufmerksamkeit schenkte.

Nur wenige Bemerkungen haben auf unser Thema Bezug. So eine bei Dehneke³: »Eine Beobachtung an Raphiden zeigt in gewisser Beziehung ein ähnliches Verhalten wie bei den stärkereichen Chlorophyllkörpern des Markes. Im Herbst findet man im Mark von *Impatiens parviflora* sehr feine Nädelchen

¹ Bohumil Němec, l. c. 2, p. 84.

² A. Nestler, p. 710. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturw. Klasse; Bd. CVII, Abt. 1. Juli 1898.

³ K. Dehneke, l. c. p. 25.

von oxalsaurem Kalk, die nicht wie in der Rinde Bündel bilden, sondern zu wirren Haufen vereinigt sind. Diese liegen in aufrechten Stengeln am Grunde der Zelle. Beim Umlegen desselben begeben sie sich auf die Seitenwand und beim vollständigen Umkehren auf die Scheitelseite.«

Pfeffer¹ macht bei *Spirogyra setiformis* die Beobachtung, daß größere Zusammenhäufungen feinkörniger Ausscheidungen beim Umdrehen des Fadens nach der Schwere sich anordnen und von der Protoplasmaströmung unbeeinflußt bleiben.

Weitere Beobachtungen betreffs Lagerung und passive Bewegung des oxalsauren Kalkes teilt uns Wakker² bei zahlreichen Pflanzen mit. Wakker war es hauptsächlich um den Nachweis zu tun, daß der oxalsaure Kalk stets in den Vakuolen gebildet werde. Um dies zu zeigen, behandelte er die Präparate mit einer 10prozentigen Salpeterlösung, die durch Eosin gefärbt war. Nach dieser von de Vries angegebenen Methode können die sonst meist getrennten Vakuolen vereinigt werden. Das Plasma stirbt jedoch infolge starker Plasmolyse alsbald ab. In den so gebildeten großen Vakuolenräumen fand Wakker die Kristalle stets in typisch basaler Lagerung, was er als Hauptbeweis seiner Ansicht anführt.

Fuchs³ berichtet über basal gelagerte Raphidenbündel bei Mesembryanthemum crystallinum, Galium Mollugo, Asperula tinctoria bei Anwendung starker Fixierungsflüssigkeiten.

Hiezu käme noch die oben erwähnte Beobachtung von Molisch.

Meine eigenen Beobachtungen lehren nun, daß die Lagerung des oxalsauren Kalkes im Innern einer Zelle, namentlich in der Form von Kristallsand, wohlausgebildeten größeren Kristallen und Raphiden in den meisten Fällen in der Form von vielspießigen

¹ Pfeffer, Ȇber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen« in Untersuchungen aus dem bot. Institute zu Tübingen, 1886, Bd. 2, p. 189.

² J. H. Wakker, »Studien über die Inhaltskörper pflanzlicher Zellen«. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XIX, 1888.

³ A. Fuchs, Ȇber den Bau der Raphidenzellen«. Öst. bot. Zeitung, 1898, Nr. 9.

Drusen, vielfach eine ganz gesetzmäßige ist und daß sie von der Schwerkraft bedingt ist.¹

Die Beobachtungmethode ist ungemein einfach. Ziemlich dicke Schnitte (3 bis 4 Zellagen) werden im Mikroskope mit horizontal gestelltem Tubus und drehbarem Objekttische beobachtet. Von den zahlreichen diesbezüglichen Beobachtungen möchte ich drei typische Fälle hervorheben.

I. Sinningia Lindeni purpurea hort. (Gesneriacee). (Fig. 1, 1 a, 1 b, 1 c, 1 d.) Längs der Gefäßbündel findet man zahlreiche Raphidenbündel führende Zellen in Reihen angeordnet. Sie haben große Ähnlichkeit mit Hansteins² raphidenführenden Schlauchgefäßen. Die Raphidenbündel erreichen etwas über die halbe Höhe der Zelle und sind durchwegs typisch basal gelagert. Schon bei der Drehung um einen kleinen Winkel verändert das Bündel seine Lage 1a, legt sich bei der Drehung um 90° auf die längere radiale Zellwand 1b und bei weiterer Drehung gleitet das ganze Bündel längs dieser Wand auf die in normaler Lage oben befindliche Querwand (1 c). Hiebei verschieben sich die zelleinwärts gelegenen Raphiden etwas nach unten, weil diese offenbar bei der Wanderung eine geringere Reibung zu überwinden haben als die am protoplasmatischen Wandbelege hingleitenden. Sie nehmen aber unten wieder die gleiche Lage wie die übrigen an (1d). Dieses Spiel kann beliebig oft wiederholt werden.

II. Begonia (Begoniacee). (Fig. 2.) Ich untersuchte mehrere Arten (B. metallica L., B. rex. Putz. u. a.). Diese Pflanzen sind bekannt durch den großen Reichtum an schönen wohlausgebildeten Kristallen von oxalsaurem Kalk. In älteren Stengeln ist häufig fast jede Zelle mit einer Doppelpyramide oder einer Druse versehen. Ich benützte hauptsächlich junge Sprosse, in welchen bei der Mehrzahl der Fälle eine bestimmte Anordnung

¹ Die Einschränkung in Bezug auf Drusen bezieht sich auf jene, die infolge ihres Wachstums so groß geworden sind, daß sie fast das ganze Lumen der Zelle erfüllen und mit den Spitzen in den Zellwänden gleichsam verankert sind, ferner auf die bekannten Rosanoff'schen Drusen, die durch Zellulosebalken fixiert sind.

² Hanstein, Ȇber ein System schlauchführender Gefäße etc.« Monatsberichte der Berliner Akademie, 1859, p. 705.

der kristallführenden Zellen in Längsreihen zu erkennen ist. Es gilt dies namentlich für das Rindenparenchym, in welchem sich solche Reihen oft zentimeterweit verfolgen lassen. Ganz selten kommen auch im Marke kristallführende Zellen vor. Bei der Untersuchung von Längsschnitten im Horizontalmikroskop zeigte sich durchwegs basale Lagerung. Es war sehr schön anzusehen, wie bei der Drehung des Objekttisches die Kristalle momentan auf die neue physikalisch untere Seite sich bewegten. Diese Bewegung trat schon bei sehr geringem Drehungswinkel ein.

III. Ruellia formosa Humb. & Bonpl. (Acanthacee). (Fig. 3.) Jede Zelle des Rindenparenchyms sowie jede Markzelle zeigt eine Menge Kristallsand. Nur selten konnte ich kleine Nadeln oder Pseudoktaëder bemerken. Ob bloß Kristallsand oder auch Nadeln und Pseudoktaëder vorhanden sind, hängt vielleicht unter anderem mit dem Alter der Pflanze zusammen. Der Gehalt an oxalsaurem Kalk steigt mit zunehmendem Alter. Alle diese Ausscheidungen zeigen im Horizontalmikroskop basale Lagerung, so daß die Ebenen der Kristallsandoberflächen aller Zellen parallel sind. Die einzelnen Teilchen befinden sich in lebhafter Brown'scher Molekularbew'egung. Dreht man den Objekttisch, so hat man eine ähnliche Erscheinung, wie wenn man Sand in einer rotierenden Büchse beobachtet. Er wälzt sich immer auf die neue basale Wand. Die Bewegung tritt momentan ein.

Bezüglich der Raphidenzellen bemerke ich, daß eine so deutliche Beweglichkeit, wie ich sie beschrieb, seltener zur Beobachtung gelangt. Als sehr geeignetes Studienobjekt kann ich noch *Episcia tessellata* Linden. (Gesneriacee) empfehlen. Sonst nehmen ja die Raphidenbündel in der Regel fast das ganze Zellumen ein. Allein auch hier kann man sich von der typisch basalen Lagerung überzeugen, wenn man nur die Zellen in der Lage beobachtet, die sie in der Pflanze tatsächlich einnehmen.

An die Raphidenzellen reihen sich jene Kristallzellen an, in denen die Nadeln nur etwa ein Fünftel der Zellhöhe erreichen. Dies ist bei *Impatiens Balsamina* L. und *Impatiens parviflora* DC. der Fall. Hier kommen neben Raphidenzellen solche vor,

die an ihrer basalen Seite eine Unzahl feiner Nadeln besitzen, so daß die bei den Impatiensarten sonst so durchsichtigen Gewebe wie von schwarzen Punkten durchsetzt erscheinen. Solche Nadelhaufen bewegen sich beim Drehen des Objekttisches ziemlich langsam. Es dauert 5 bis 6 Minuten, bevor die neue basale Wand erreicht ist.

Abgesehen von der schon erwähnten Begonia ist die Erscheinung am wenigsten schön bei Drusen.

In ein und derselben Pflanze kommen leicht bewegliche und unbewegliche Drusen vor (Alchemilla vulgaris L., junge Sprosse von Paeonia etc.). Sehr deutlich kann man jedoch basale Lagerung und leichte Beweglichkeit bei gewissen Crassulaceen beobachten. So hat Mesembryanthemum drusenförmige Kristallaggregate von dieser Eigenschaft, Bryophyllum calycinum Salisb. hat in jeder Zelle des Rindenparenchyms und des Markes schön ausgebildete Kristallstäbchen, die bisweilen von einem Punkte ausstrahlen.

Hinsichtlich des Kristallsandes bemerke ich, daß basale Lagerung fast stets zu beobachten ist, auch in solchen Zellen, wo er in Form feinster Körnchen ausgeschieden ist (großlumige Zellen an der Unterseite der schwimmenden Blätter von Trianea bogotensis Karst.). Ob dies auch in den Zellen von Vallisneria spiralis L. der Fall ist, weiß ich nicht anzugeben, da hier die Beobachtung infolge der sehr reichlich vorhandenen Chlorophyllkörner erschwert ist und ich auf einen künstlichen Eingriff in die Zelle von vornherein verzichtete. In Zellen, wo eine kräftige Protoplasmaströmung herrscht, wird solcher feinster Kristallsand, wie schon lange bekannt, mitgeschleppt (Wurzelhaare von Trianea bogotensis Karst.).

Die Acanthaceen sind durch ihren Reichtum an oxalsaurem Kalk bekannt. Er findet sich in Form kurzer Nadeln, Körnchen, tafelförmigen Gebilden. Überall konnte ich basale Lagerung und leichte Beweglichkeit konstatieren. Ich führe nur folgende Beispiele an.

Strobilanthes Dyerianus hort. und Aphelandra Porteana Morel. haben in jeder Markzelle sehr zahlreiche kurze Nadeln.

Thunbergia scandens Pers. In jeder Markzelle Kalkoxalat in mannigfacher Form (Körnchen, Nadeln, Pseudoktaëder, Tafeln).

Sanchezia nobilis Hook. Die Kristallzellen besitzen deutliche Kerne und mehrere Stärkekörner in regelloser Anordnung.

Gendarussa vulgaris Nees. Schon in ganz jungen Sprossen ist der oxalsaure Kalk in kleinen Körnchen, die bisweilen deutliche Kristallumrisse zeigen, ausgeschieden. Reich daran sind die Zellen unmittelbar bei den Gefäßbündeln. Auch Chlorophyllkörner mit Stärkeeinschlüssen können in diesen Kristallzellen stets beobachtet werden. Spärlich ist der oxalsaure Kalk im Rindenparenchym, etwas mehr in den Markzellen. Es ist diese Pflanze zum Studium besonders geeignet.

Ein sehr günstiges Untersuchungsmaterial liefern die Labiaten. Der oxalsaure Kalk ist hier in Form kurzer Nadeln, Körnchen und tafelförmiger Gebilde ausgeschieden. (Siehe Fig. 4, Lamium album L.) Querschnitte, die in der Höhe ausgeführt werden, wo das Mark noch nicht geschwunden ist, zeigen in jeder Zelle des Markes eine Menge der bezeichneten Gebilde. Bei Längschnitten liegen sie sämtlich basal und die Umlagerung erfolgt momentan. Dasselbe gilt für die Ausscheidungen im Rindenparenchym. Es ist bemerkenswert, daß namentlich die Zellen oberhalb des beginnenden Schwundes der Markzellen reich an oxalsaurem Kalke sind, während die Zellen in den unteren Teilen des Stengels ärmer an deutlich auskristallisierten Formen sind.

Die Nadeln sind zuweilen zu kleinen wirren Bündeln vereinigt. So bei Galeobdolon luteum L., lose finden sie sich bei Stachys recta L., Stachys spectabilis Chois., Stachys sibirica Link., Marrubium vulgare L., Leonurus villosus Desf. u. a. Bilder wie Lamium album geben noch Lamium purpureum L., Lamium maculatum L., Lamium Orvala L., Lamium garganicum L. u. a.

Auch zahlreiche Kompositen besitzen oxalsauren Kalk mit den erwähnten Eigenschaften, z. B. Aster annuns L., Aster amellus L., Aster sagittifolius Willd., Rudbekia leciniata L., Helianthus doronicoides Lam. u. a.

Es ist also die Ercheinung eine weitverbreitete.1

¹ Als das Manuskript der vorliegenden Arbeit fertiggestellt war, wurde ich von Herrn Dr. O. Richter auf einen Inhaltskörper der Nitellazellen aufmerksam gemacht. Es sind dies unregelmäßige, kugelige oder elipsoidische

Dieser Befund hat eine eigentlich selbstverständliche Sache zum Gegenstande; jeder spezifisch schwerere Körper muß schließlich auf die basale Wand einer Zelle zu liegen kommen, falls der sonstige Zellinhalt genügend dünnflüssig ist.

Es war naheliegend, dies mit der Statolithentheorie in irgend einer Weise in Verbindung zu bringen. Ich suchte zu ermitteln, ob zwischen dem Auftreten der Stärkescheide und den kristallführenden Zellen eine innige Beziehung bestünde. Allein es zeigte sich sehr bald, daß ein bestimmtes Verhältnis nicht zu ermitteln ist. In allen von mir untersuchten Pflanzen konnte ich mich von dem Vorhandensein einer typischen Stärkescheide überzeugen. Die Berechtigung der Statolithentheorie vorausgesetzt, müssen wir aber den kristallführenden Zellen von der oben beschriebenen Form eine Bedeutung zuschreiben. Ja, ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, daß, wenn es in der Pflanze irgend welche Zellen gibt, die auf Grund ihrer morphologischen Charaktere als Statocysten anzusprechen sind, es in allererster Linie die geschilderten Kristallzellen sind.

Zu einer solchen Statocyste gehören nach Haberlandt und Němec als wesentliche Bestandteile leicht passiv bewegliche, spezifisch schwerere Körperchen in genügender Anzahl, die in einem dünnflüssigen Plasma eingebettet sind.

Gebilde mit vielfach gefurchter Oberfläche. Ihre Größe wechselt. Die beobachtete Länge beträgt im Durchschnitt 50 µ, die Breite 40 µ. Durch Druck auf das Deckglas gelingt es bisweilen, sie zu zertrümmern. Bei der Untersuchung zeigte sich, daß sie stets die von der Schwerkraft bedingte Lage einnehmen. Sie werden gleich den Stachelkugeln von der kräftigen Protoplasmaströmung fortwährend rotiert, ohne jedoch von ihr mitgenommen zu werden. Beim Umdrehen der sehr großen Zellen fallen sie sehr rasch auf die neue physikalisch untere Seite. Diese Körperchen sind wohl identisch mit den von Overton beschriebenen »Konglomeraten von Körnern« (Overton: »Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen«. Bot. Zentralblatt, Bd. XLIV, Nr. 1, p. 7). Hinsichtlich der stofflichen Natur dieser Körper bin ich zu einem endgültigen Urteil nicht gekommen. Sie konnten durch Salzsäure und Schwefelsäure nicht in Lösung gebracht werden. Bei Behandlung mit Salpetersäure tritt eine Veränderung ein, indem sie sich unter Zurücklassung einer Menge feinster Körnchen lösen. Bei langem Einwirken von Kalilauge (10%) konnte Auflösung beobachtet werden, desgleichen bei Einwirkung von Flußsäure. Ich vermute, daß Kieselsäure vorliegt.

336 E. Thum.

Darunter ist der plasmatische Wandbeleg der Zelle zu verstehen.

Gerade dies trifft für unsere Kristallzellen in ganz besonderem Maße zu. Entweder ist hier die Anzahl der spezifisch schwereren Körperchen eine sehr große oder es ist ein einziger großer Körper vorhanden, der mit seinen Kanten und Ecken verschiedene Stellen des Plasmas reizen kann, wodurch streng lokale Deformationen hervorgerufen werden können. Infolge des verhältnismäßig hohen spezifischen Gewichtes müssen die Kristalle durch ihren Druck in ganz besonderer Weise geeignet sein, tangentiale Druck- und Zugspannungen, auf die es ja wesentlich ankommt, hervorzurufen. Ganz besonders müssen aber jene Zellen wirksam sein, in denen der oxalsaure Kalk in Form von Kristallsand und sehr kleinen Kristallen ausgeschieden ist. Abgesehen davon, daß die Körperchen selbst bei sehr kleinen Lageveränderungen der Pflanze ihre Lage momentan ändern, so daß beim Umdrehen eine förmliche Revolution im Innern der Zelle vor sich geht, befinden sie sich in lebhafter hüpfender Bewegung, so daß sehr viele lokal differente Stellen des Plasmas gereizt werden können.

Dazu kommt noch ein Punkt. Haberlandt und Němec erblicken in dem Umstande, daß die Wanderzeit der in Frage kommenden Stärkekörner (d. i. die Zeit, innerhalb welcher beim Umdrehen der Pflanze die Stärkekörner ganz oder doch zum größten Teile auf die neue physikalisch untere Wand der Zelle sich umlagern) geringer ist als die geotropische Präsentationszeit (d. i. die minimale Reizungsdauer, in welcher die Pflanze auf den geotropischen Reiz noch antwortet), eine besondere Stütze für die Richtigkeit ihrer Theorie. In den Kristallzellen beträgt die Wanderzeit der spezifisch schwereren Körperchen nur sehr wenige Sekunden, die Bewegung tritt fast immer momentan ein und nur ganz selten sind zur Erreichung der neuen Ruhelage mehrere Minuten (5 bis 6) erforderlich. (Impatiens parviflora und I. balsamina.)

Dieses Moment muß für die Reizauslösung als besonders günstig bezeichnet werden.

In der Anordnung dieser kristallführenden Zellen im Vergleiche zu der, wie sie den Statocysten Haberlandts und Němec' zukommt, ergeben sich deutliche Unterschiede. Die Columella der Wurzel und gewisse Formen der Stärkescheide treten förmlich organartig auf. Haberlandt hat jedoch Formen beschrieben, wo die Stärkescheide nicht mehr einen geschlossenen Hohlzylinder darstellt, sondern in Form einer »Stärkesichel« auftritt. Auch einzelne Zellen mit den geforderten Eigenschaften werden von ihm als perzeptorische Zellen bezeichnet. Allein es hat sich gezeigt, daß auch andere Zellen, die nicht zur Stärkescheide gehören, ebenfalls von der Schwerkraft beeinflußte Stärkekörner besitzen. Haberlandt¹ berichtet dies für Markzellen von Tradescantia virginica. Aus dem Umstande, daß Stengel dieser Pflanze nach vorsichtiger Entfernung der Stärkescheide dennoch schwach geotropisch reagierten und daß in den Markzellen spezifisch schwerere Körperchen (Stärkekörner) sich vorfanden, schließt er, daß unter gewissen Umständen eine geringe geotropische Empfindlichkeit auch den Markzellen zukommt. Schröder² konstatiert dieselbe Sache für Orobanche; typisch ist dies, wie ich mich überzeugte, bei Peperomia und in den Zellen älterer Internodien von Sinningia Lindeni purpurea hort. der Fall und dies dürfte auch sonst wohl zutreffen. Es ist kaum ein Grund vorhanden, solche Zellen nicht auch als Perzeptionszellen für den geotropischen Reiz im Sinne von Haberlandt und Němec aufzufassen.

In der Anordnung der hier in Betracht kommenden kristallführenden Zellen kann im allgemeinen von einem regelmäßigen Auftreten kaum die Rede sein. Nur selten treten sie ausschließlich als Begleiter der Gefäßbündel ähnlich der typischen Stärkescheide (Sinningia, Episcia) auf oder in Reihen (junge Sprosse von Begonia-Arten). Meist sind sie regellos verteilt oder bilden das ganze Mark- und Rindenparenchym.

¹ Haberlandt, l. c. 1, p. 270.

² Schröder, »Zur Statolithentheorie des Geotropismus«. Beihefte zum bot. Zentralblatt, Bd. XVI, Heft 2, p. 274, 1904.

Von Jost¹ und Pfeffer² ist übereinstimmend betont worden, daß ein vollkommen einwandfreier Beweis für die Richtigkeit der Statolithentheorie bisher noch nicht erbracht wurde. Es wird dies auch bei den bestehenden Verhältnissen außerordentlich schwierig sein. Wir werden uns daher vorderhand begnügen müssen, den Grad der Wahrscheinlichkeit zu mehren oder zu mindern³. Am meisten sprechen für die Statolithenfunktion der spezifisch schwereren Körperchen die von Haberlandt angestellten Schüttelversuche, die zeigten, daß durch rasches einseitiges Stoßen die geotropische Reaktion eher eintritt als bei ruhig in der Horizontallage gelassenen Pflanzen.

F. Darwin⁴ hat diese Experimente gleichzeitig angestellt und ebenfalls mit positivem Erfolg. Es beruht dies nach der Ansicht von Haberlandt auf einer stärkeren Reizung der tangentialen Plasmahäute. Leider konnte ich die Versuche mit den oben angeführten Pflanzen nicht anstellen. Es ist aber zu erwarten, daß der Erfolg dieser wiederholten Stöße wegen der leichten Beweglichkeit der hier in Frage kommenden Statolithen ein ganz besonderer sein dürfte.

Wiesner⁵ hat bezüglich der Prüfung der Statolithentheorie den Gedanken geäußert, die hieher gehörigen morpho-

¹ Jost, Biol. Zentralblatt, Bd. XX, p. 161.

² Pfeffer, »Pflanzenphysiologie«, p. 640 u. f.

³ Es muß wundernehmen, daß Haberlandt in der neuesten Auflage seines Werkes »Physiologische Pflanzenanatomie« 1904 von der Statolithentheorie wie von einer erwiesenen, vollkommen sicheren Sache spricht. Selbst auf zoologischem Gebiete herrscht in Bezug auf die Statocystenfunktion der bekannten Organe noch keine Einigung. So hält z. B. Hensen, entgegen der allgemeinen Ansicht der Physiologen Deutschlands und Österreichs, daran fest, daß die halbzirkelförmigen Kanäle und die Otolithen (Statolithen) in erster Linie dem Hören dienen und erst sekundär das Tier von seinen Lageverhältnissen im Raum in Kenntnis setzen. Es ist dies von Zenneck und Parker klar bewiesen worden. (Hensen: »Über das Hören der Fische«. Vortrag, gehalten im physiologischen Vereine zu Kiel, 6. Juli 1903.) Und doch sind für die Statocystenfunktion der im Tierreich in Betracht kommenden Organe ungleich bessere Beweise erbracht worden.

⁴ F. Darwin, *The Statolith-theory of Geotropism * in Proceedings of the Royal Society, vol. 71, Seite 365.

⁵ J. Wiesner, »Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane«, p. 36, diese Berichte, Bd. CXI, 1902.

logischen Momente am besten durch Vergleiche zu prüfen. So konnte er in den Blüten von *Clivia nobilis*, die stark geotropisch reagieren, und in denen von *Clivia miniata* keine auf Statocysten Bezug habende differente Ausbildung konstatieren. Němec¹ jedoch widerspricht dieser Angabe.

Ob hier ein Beobachtungsfehler vorliegt oder ob der verschiedene Befund auf verschiedener Ausbildung der untersuchten Individuen beruht, kann ich nicht sagen. Es gibt jedoch tatsächlich nahe verwandte Pflanzen, die sich hinsichtlich des Gehaltes an spezifisch schwereren Körpern deutlich unterscheiden. So besitzt z. B. Helianthus doronicoides Lam. in jeder Zelle innerhalb der Gefäßbündelzone einen großen wohlausgebildeten Kristall, außerdem Kriställchen von undeutlicher Form, während Helianthus tuberosus L. keinerlei kristallführende Zellen aufweist.

Auf Grund der morphologischen Eigentümlichkeiten der oben beschriebenen Kristallzellen komme ich für meine Person zu der Ansicht, daß wir es hier mit typischen Statocysten zu tun haben. Ob sie es auch in physiologischer Hinsicht sind, bedarf noch des Nachweises. Ist es doch nicht entschieden, ob die Pflanze überhaupt als Statocysten wirksame Zellen besitzt. Der Umstand. daß diese kristallführenden Zellen schon in ganz jungen Sprossen, auch an jenen Stellen, wo die geotropische Empfindlichkeit hauptsächlich lokalisiert erscheint, ja selbst unmittelbar unter dem Vegetationspunkte auftreten, wird vielleicht für die Funktion als Statocysten sprechen. Es wäre jedoch verfehlt, auf Grund einer morphologischen Analogie auf eine analoge Funktion zu schließen. Denn an den oben erwähnten Stellen findet bekanntlich ein reger Stoffwechsel statt. Es ist daher leicht verständlich, daß gerade an diesen Stellen der oxalsaure Kalk in solchen Massen auftritt. Er kann also - und dies ist die herrschende Ansicht - als Auswurfsprodukt gedeutet werden, indem die Pflanze die für sie schädliche Oxalsäure in eine für den Zellsaft gar nicht oder doch nur sehr schwer lösliche Form, den oxalsauren Kalk,

¹ B. Němec, »Einiges über den Geotropismus der Wurzeln«. Beihefte zum bot. Zentralbiatt, Bd. XVII, Heft 1, p. 58 u. f.

überführt,¹ der für den Stoffwechsel keine weitere Bedeutung mehr hat. Es ist aber dabei nicht ausgeschlossen, daß dem so gebildeten oxalsauren Kalk eine biologische Funktion zukommt. Tatsächlich wollen auch Stahl² in ihm ein Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß, Penzig³ in den großen, bestimmt orientierten Kristallen der Hesperideenblätter Durchleuchtungsprismen für die chlorophyllhaltigen Mesophyllzellen erblicken. Und so ist es ja auch möglich, daß die beweglichen Kristalle als Statolithen funktionieren. Doch darüber wissen wir bis jetzt noch nichts. Vielleicht bringt die Zukunft Tatsachen, die sich zu Gunsten dieser Vermutung verwenden lassen.

Zusammenfassung.

- 1. Der im Pflanzenreiche so allgemein verbreitete oxalsaure Kalk hat, wo er als Inhaltskörper der Zelle auftritt, im Gegensatze zu der bisherigen Ansicht, in den meisten Fällen eine gesetzmäßige Lagerung. Sie ist von der Schwerkraft bedingt und infolgedessen liegt er an der basalen Wand. Ausgenommen hievon sind jene Drusen, die mit ihren Spitzen in den Zellwänden förmlich verankert sind, die Rosanoff'schen Drusen, die durch Zellulosebalken fixiert sind und jene Ausscheidungen in kryptokristallinischer Form, die von dem sich bewegenden Plasma mitgenommen werden.
- 2. Wenn man Organe der Pflanze mit solchen kristallführenden Zellen aus ihrer normalen, vertikalen Lage bringt, so bietet sich ein überraschender Anblick. Es tritt momentan eine Wanderung dieser Inhaltskörper ein. Dreht man um einen
- ¹ A. F. W. Schimper, *Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze«. p. 249, Flora oder allgemeine botanische Zeitung 1890, Heft 3.
- ² Ernst Stahl, »Pflanzen und Schnecken«. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Sonderabdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin, Bd. XXII, N. J. XV, p. 84 u. f.
- ³ O. Penzig, Ȇber die Gegenwart von Beleuchtungsapparaten im Innern gewisser Pflanzen«. Atti d. Soc. d. Naturalisti. Modena 1883, ser. III, vol. 1, p. 7.

Winkel von 180°, so sind zur Erreichung der neuen Ruhelage gewöhnlich nur wenige Sekunden notwendig.

3. In morphologischer Beziehung haben diese kristallführenden Zellen mit den von Haberlandt und Němec beschriebenen Statocysten große Ähnlichkeit, denn die Lage der Kristalle ist von der Schwerkraft bedingt; durch ihre ungemein leichte Beweglichkeit und ihr verhältnismäßig hohes spezifisches Gewicht dürften diese Kristalle, die Statolithentheorie als richtig vorausgesetzt, besonders geeignet sein, das empfindliche Plasma zu reizen. Im Gegensatze zu den stärkehaltigen Statocysten ist für die Zellen mit beweglichen Kristallen eine gesetzmäßige Anordnung im Innern der Gewebe im allgemeinen nicht vorhanden.

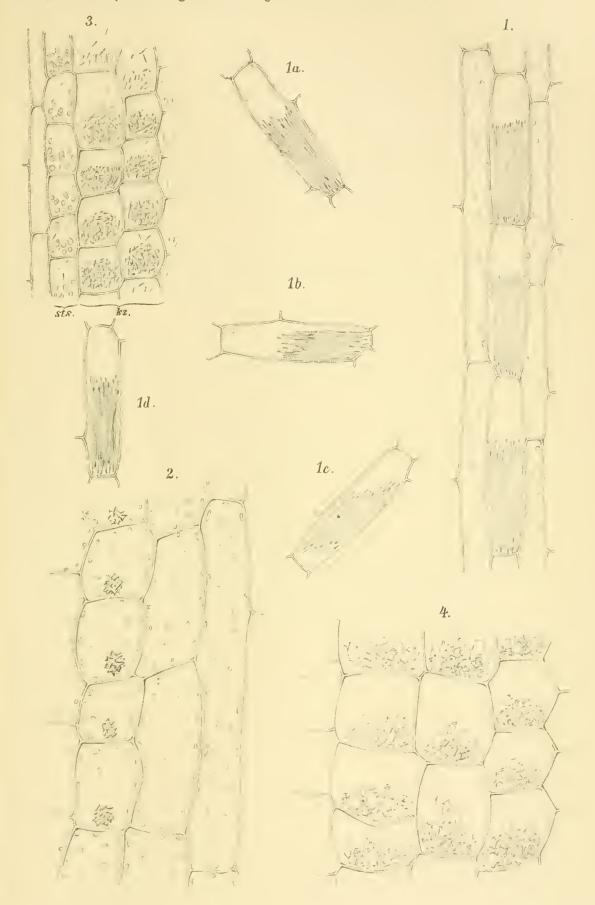
Zum Schlusse erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Molisch, für die vielfachen Anregungen, die mir im Laufe dieser Arbeit von seiner Seite zu teil wurden, meinen aufrichtigen Dank ausspreche. Desgleichen danke ich dem Herrn Assistenten Dr. Oswald Richter für das lebhafte Interesse, das er der Sache entgegenbrachte.

Figurenerklärung.1

Sämtliche Figuren sind mit dem Prisma gezeichnet. In Anwendung kamen Objektiv 3 und Okular 5 von Leitz.

- Fig. 1. Partie aus der Nähe der Gefäßbündelzone von Sinningia Lindeni purpurea hort. Die Raphiden zeigen typisch basale Lagerung. Die mittlere Zelle ist in 1a, 1b, 1c, 1d in den verschiedenen Stellungen (45°, 90°, 135°, 180°) gezeichnet, wie sie beim Drehen des Objekttisches erscheinen.
- Fig. 2. Partie aus dem Rindenparenchym von Begonia metallica L. mit in Reihen angeordneten Kristallzellen.
- Fig. 3. Partie aus dem Stengelgrundgewebe von Ruellia formosa Humb. & Bonpl. sts Stärkescheide, kz Kristallzellen.
- Fig. 4. Partie aus dem Marke von Lamium purpureum L. Der Schnitt ist aus der Höhe, wo der Schwund des Markes noch nicht begonnen hat.
- ¹ Für die Herstellung der Figuren bin ich meinem Studienfreunde Herrn stud. phil. Hugo Iltis sehr zu Danke verpflichtet.

Thum,E.: Statocystenartige Ausbildung kristallführender Zellen.



Hugo Jltis del.

Lith Ansty. Th. Bannwarth, Wien.